УДК 632.95.024.3:575.41

А. П. Федоренко

ПЕСТИЦИДЫ КАК ФАКТОР ЕСТЕСТВЕННОГО ОТБОРА

Поскольку пестициды в настоящее время являются новыми постоянными компонентами окружающей среды, возникает вопрос: могут ли они играть роль фактора естественного отбора?

По этому поводу имеются только отдельные высказывания некоторых исследователей, причем мнения их часто противоположны. Ряд авторов считает, что к химическим веществам, искусственно внесенным человеком в природную среду, животные в ходе эволюции еще не могли выработать каких-либо приспособлений защитного характера и что в первую очередь это касается зверей и птиц, так как у теплокровных не возникают формы, резистентные к пестицидам. В частности, Э. Н. Голованова (1970) не обнаружила у голубей устойчивых форм к глифтору. Джилл и Верст (Gill, Verst, 1970) взяли две группы фазанов в штате Орегон: первую с участка, где в течение 8 лет применяли ДДТ, вторую — с необрабатываемых площадей. Опыт проводили с птенцами отловленных фазанов. Летальная доза для птенцов первой группы оказалась ниже на 12—19%, чем для таковых второй группы. Авторы считают, что это различие невозможно объяснить влиянием естественного отбора на фазанов, ибо в таком случае зависимость должна бы быть обратной. Джонсон (1975, с. 166), отмечая, что при действии пестицидов популяции могут выживать только выработав к ним генетическую устойчивость, пишет: «... не имеется никаких определенных примеров генетической устойчивости птиц к загрязнителям...»,

Безусловно, основой для появления новых признаков являются изменения генетического порядка, но наши знания в области генетических последствий пестицидов еще не достаточны. Тем не менее, действия химических мутагенов, в частности ДДТ, ГХЦГ, бутилового эфира 2,4-Д и других, на хромосомный аппарат не только насекомых, но и теплокровных уже доказано многими исследователями. Изучая влияние хлорида метилртути на размножение крякв, Форд и Принс (цит. по Джонсону, 1975) обнаружили широкий диапазон генетической изменчивости среди отдельных особей этого вида.

Приспосабливаясь к новым факторам внешней среды, организмы вырабатывают новые механизмы защиты, становящиеся наследственными признаками. Появляются устойчивые к пестицидам группы. Ван-Тиль (1975, с. 91) пишет, что устойчивость у насекомых обуславливается «...сменой популяций в результате перехода от чувствительного штамма насекомых к устойчивому штамму того же вида вследствие отбора, вызванного воздействием пестицидов».

О наличии резистентных форм среди различных беспозвоночных (известно около 250 видов насекомых и клещей, устойчивых к пестицидам в природных условиях) свидетельствуют многие литературные данные как отечественных, так и зарубежных авторов, и только отдельные статьи посвящены позвоночным. Поскольку они, в частности теплокровные, являются объектами наших исследований, мы уделим им особое внимание.

Нужно ли доказывать, что процесс естественного отбора не может касаться только беспозвоночных. Есть данные об устойчивости к некоторым хлорорганическим инсектицидам пойкилотермных позвоночных: рыб (гамбузии), амфибий (древесные лягушки). В частности, Бойд и Фергусон (Boyd, Ferguson, 1964) утверждают, что гамбузии из водое-

мов, ранее обрабатываемых ДДТ, токсафеном, дильдрином, гептахлором и другими пестицидами, оказались более резистентными, чем взятые из необработанных водоемов. Фергусон (Ferguson, 1963) провел интересные наблюдения за древесными лягушками в дельте Миссисипи, где посевы хлопчатника интенсивно обрабатывались ядохимикатами в течение 20 лет. Собранные здесь древесные лягушки выдерживали такие концентрации ДДТ, которые вызывали 100%-ную гибель особей того же вида с территории, неотравленной ядами. Все это свидетельствует о том, что и у некоторых холоднокровных позвоночных возникли устойчивые к пестицидам формы.

Очень немного исследований проведено по выявлению резистентных форм теплокровных животных. В большинстве случаев они касаются грызунов. В этом плане интересно привести работы некоторых авторов. Так, Уэбб и Хорсфэлл (Webb, Horsfall, 1967) изучали чувствительность к эндрину сосновой полевки. Животные были отловлены в садах, где в течение 11 лет применялся этот препарат (I группа) и на необрабатываемых участках (II группа). Оказалось, что полевки I группы в 12 раз более устойчивы к эндрину, чем II. Авторы склонны предполагать генетическую природу резистентности, хотя считают возможным наличие каких-то ферментативных механизмов, способствующих развитию устойчивости организма к этому яду. Озберн и Моррисон (Ozburn, Morrison, 1962) ставили опыт с лабораторными мышами. Взята группа мышей, выживших после обработки ДДТ, и контрольная. Для самцов в четвертой генерации $ЛД_{50}$ было выше 500 мг/кг, а для самок в девятом поколении — 905—983 мг/кг. Для контрольных мышей эти цифры были меньшими. По данным Джексона и Каукейнена (Jackson, Kaukeinen, 1972), в США обнаружены устойчивые к варфарину популяции серых крыс. Резистентные зверьки из сельской местности Северной Каролины в течение 6 дней получали корм с варфарином и остались живы, в то время как животные из Огайо и Кливленда — погибли. Устойчивые к этому веществу популяции серых крыс обнаружены в ФРГ, черных крыс в Англии, мышей в районе Сан-Франциско (Brooks, Bowerman, 1974), бенгальских крыс в Индии (Renapurkar, 1973).

Некоторые работы в этом плане опубликованы отечественными исследователями. В. Г. Левин и П. С. Давыдова (1973) сообщают, что в их опытах обыкновенные полевки, получившие сублетальную дозу ратиндана, в дальнейшем становились более устойчивыми к нему. Д. А. Каменев (1980) предполагает наличие резистентности и отбора у желтогорлой и домовой мышей в результате действия на них гептахлора и симазина, хотя не исключает видовую специфику в этом явлении.

Проведенные нами опыты по влиянию метилнитрофоса на кроликов показали, что потомство, полученное от подопытных зверьков, более устойчиво к этому препарату, чем таковое от контрольных. У подопытных и контрольных кроликов в один день родились крольчата, и их через 45 дней взяли в опыт с метилнитрофосом. Несмотря на то, что первые за это время значительно отставали в росте и развитии (средний вес составлял 582 г, контрольных — 830 г), они погибали только после увеличенных доз (по сравнению с производственными) этого препарата и в опыте были около 7 дней. Крольчата от контрольных родителей погибали в первые 2—3 дня опыта, причем от доз, применяемых в практике.

В наименьшей степени изучен вопрос о возникновении резистентных форм у птиц. Только некоторые исследователи высказывают предположение о возможности возникновения у них устойчивых к ядам групп. Так, Ратклифф (Ratcliffe, 1965), изучая популяцию сапсанов в Великобритании, установил, что некоторая стабилизация численности этих птиц обусловлена менее интенсивным применением наиболее токсичных ядов. Он предполагает, что это явление может также свидетельствовать

о начавшемся в популяции сапсанов процессе повышения сопротивляемости организма воздействию ядохимикатов. Далгрен и Линдер (Dahlgren, Linder, 1974) проводили опыты с фазанами, изучая действие на них дильдрина в трех поколениях. Авторы установили, что выживаемость птенцов от получавших дильдрин самок была пониженной, но в последующих поколениях уже не отличалась от контрольной.

Из изложенного выше видно, что резистентные к пестицидам формы возникают не только у членистоногих, но и позвоночных. Это вполне закономерно, так как на появившийся новый фактор среды должны в той или иной степени реагировать все животные. Пестициды, видимо, могут активизировать общую защитную систему организма, сделать его в итоге резистентным, вызвать генетические изменения. В. П. Дербенева-Ухова и др. (1952) проследили, например, что у комнатной мухи устойчивость к ДДТ и ГХЦГ сохранялась в течение 30—35 поколений, у цитрусовой щитовки — до 150 поколений.

Таким образом, пестициды являются фактором естественного отбора, однако этот процесс у теплокровных проходит гораздо медленнее, чем у беспозвоночных животных. Поэтому звери и птицы «не успевают» за ними, и для их сохранения следует искать другие пути, а не ожидать возникновения резистентных форм.

Чем же определяется скорость естественного отбора в данном случае? Известно, что виды с небольшой продолжительностью жизни и высокими темпами размножения (это обычно мелкие организмы, например насекомые, клещи и др.) более чувствительны к факторам среды и быстрее к ним приспосабливаются. Мы уже сообщали (Федоренко, 1975), что теплокровные слабее реагируют на пестициды, нежели другие группы животных; на их организмы в меньшей мере сказывается отрицательное действие яда и летальные дозы для этих животных обычно значительно выше, чем, например, для насекомых, т. е. теплокровные лучше «защищены» от воздействия пестицидов. Поэтому одной из причин, способствующих сравнительно быстрому образованию устойчивых форм у беспозвоночных, является большая чувствительность к ядам этих организмов по сравнению с теплокровными, обладающими лучшими механизмами защиты. Популяции насекомых «вынуждены» быстро приспосабливаться к новым факторам среды, чтобы обеспечить свое существование, и отбор у них как форма защиты идет более быстрыми темпами.

Второй причиной следует считать скорость смены поколений. У членистоногих и других беспозвоночных процесс развития устойчивости происходит тем интенсивнее, чем больше генераций в течение сезона имеет данная популяция и вид в целом.

В этом плане интересны данные К. В. Новожилова (1975). Он указывает, что на 3—6-й год после начала применения хлор- и фосфорорганических акарицидов появляются устойчивые формы у паутинных клещей (*Tetranichus telarius, T. vinensis, Panonychus citri*). Автор считает, что этому способствует большое число поколений (12—22 в течение вегетационного периода) у этих видов. Формирование устойчивых форм у тлей (*Aphis gossypii, Myzodes persicae, Acyrthosiphon gossypii*) наблюдается через 7—10 лет после применения пестицидов. В меньшей мере и на более длительный срок увеличивается возникновение резистентных форм у тех видов, которые имеют одно или два поколения в течение сезона. Так, по его данным, только через 10—12 лет сформировались устойчивые формы яблоневой плодожорки (*Laspeyresia pomonella*) к ДДТ; через 12—15 лет начали появляться резистентные формы колорадского жука (*Leptinotarsa decemlineata*), свекловичного долгоносика (*Bothynoderes punctiventris*), фитономуса (*Phytonomus variobibis*) и некоторых других видов к хлорорганическим инсектицидам.

За период интенсивного применения пестицидов (30—35 лет) количество генераций у многих видов насекомых можно исчислять сотнями,

в то время как у ряда теплокровных их было только 30—35, а у некоторых и того меньше. Поэтому у последних, по-видимому, проявляются только начальные этапы отбора, которые не легко заметить. Однако некоторые виды теплокровных (например, мышевидные грызуны) за указанные десятилетия также дали уже немало поколений. Не потому ли мы встречаем в литературе сведения о появлении резистентных форм именно у этой группы теплокровных, а не у копытных, хищных млекопитающих или птиц?

Возникновение устойчивых форм начинает свой путь от особей, выживших при контакте с препаратом. Здесь большую роль играет индивидуальная чувствительность, которая ведет к дифференцированному выживанию особей, и популяция по отношению к пестицидам становится неоднородной, что способствует отбору. По этому поводу А. Л. Зеликман пишет: «Гетерогенность популяции обеспечивает постоянное наличие материала для действия естественного отбора» (Берман и др., 1967, с. 114). С. С. Шварц (1969, с. 24) отмечает, что жизнеспособность и экологическая пластичность популяции будет тем выше, чем больше ее генетическая разнородность и «...тем быстрее и полнее она преобразуется под влиянием изменений среды и соответственного изменения направления отбора».

При обработках не погибает вся популяция вредителей, и остаются наиболее устойчивые особи, так как природные популяции насекомых никогда не бывают одинаковыми в генетическом плане. При одинаковом внешнем виде (фенотип) они могут иметь различные мутантные гены и хромосомные изменения, и поскольку в популяциях существуют подобные генетические различия, влияющие на степень устойчивости к интектицидам, то отбор в них приводит к созданию устойчивых рас (Рашев, Михайлов, 1972).

В наших опытах, если животным давали отравленный корм, они или выживали, или же погибали вскоре один за другим (фазаны и куропатки в опыте с полихлорпиненом, куропатки — с тиофосом, бутиловым эфиром 2,4-Д и др.). Однако иногда какая-либо особь выживала, и летальный исход наблюдался только при значительном увеличении доз этого яда.

Во время наших экспериментов были случаи, когда отдельные особи не погибали, несмотря на большое количество яда в организме. Так, у одного зайца-русака (вида очень чувствительного к пестицидам) накопилось 410 мг/кг ДДТ, в то время как все другие особи погибали при наличии в их органах во много раз меньших количеств этого препарата. Подобное наблюдалось и в опытах по влиянию пестицидов на яйценосность фазанов: одна самка при затравке тиофосом снесла столько же яиц, сколько несли контрольные, в то время как у всех других подопытных птиц количество яиц в кладке значительно уменьшалось.

Аналогичные факты известны и из литературы. В частности, Лилли (Lilly, 1940) кормил фазанов луговыми кобылками, обработанными мышьяковистыми препаратами. Все птицы погибли через несколько дней, но одна съела 5000 этих насекомых за 20 дней и не проявила признаков отравления.

Следовательно, резистентные формы будут возникать скорее в тех популяциях, которые состоят из большего количества особей, и это является третьей причиной, способствующей более быстрому темпу отбора у беспозвоночных. Чем больше особей в популяции, тем больше окажется экземпляров, обладающих индивидуальной устойчивостью к яду, и они-то дадут начало резистентным формам.

Все это, безусловно, изложено несколько схематично, а наши суждения и выводы носят предварительный характер. Устойчивость как процесс приспособления вырабатывается во всей популяции путем отбора форм, обладающих механизмами, способными обеспечить защиту от пестицидов. Однако действие этих веществ как фактора есте-

ственного отбора следует понимать более широко. Здесь имеет место не только выживание более сильных и стойких особей. Происходят изменения в структуре популяций (отмечены нарушения в соотношении количества самцов и самок, изменения характера поселений, вследствие большей чувствительности к ядам молодых животных, выживают более старые особи и т. п.). Устойчивые животные приобретают и другие свойства: в ряде случаев доказана их лучшая приспосабливаемость (большая общая устойчивость к неблагоприятным факторам среды, повышенная плодовитость и пр.). В таких случаях пестициды становятся полезным фактором селекции.

Наконец, возможен и другой путь эволюции. Это путь отбора форм, которые не контактируют с ядами. Популяции некоторых видов теплокровных, в частности птиц, при обработке полей и лесов мигрируют из таких мест и не возвращаются обратно. В эксперименте звери и птицы не поедали корм, отравленный пестицидами.

Таким образом, человек, внося новые компоненты в окружающую среду, активно влияет на животный мир и в определенной степени направляет его эволюцию. В. А. Попов (1971, с. 16) указывает, что человек в настоящее время значительно ускоряет естественный отбор и, вместе с тем, «осуществляет искусственный отбор, независимо от воли человека приобретающий направленный характер». Автор считает, что наряду с другими деяниями человека важную роль в этом играет применение пестицидов и что изучение влияния таких веществ на ход эволюционного процесса очень важно.

Мы показали, что в условиях загрязнения естественной среды пестицидами теплокровные оказались в худшем положении, нежели более примитивные организмы, так как их популяции состоят из сравнительно небольшого количества особей, обладающих большей продолжительностью жизни и меньшими темпами размножения.

Риклефс (1979, с. 385) писал: «Популяции, состоящие из небольшого числа особей, с самого начала находятся в невыгодном положении по сравнению с более крупными популяциями, и вероятность их гибели в результате тех или иных возмущений в среде выше».

Рассматриваемая нами проблема, несомненно, требует дальнейших специальных исследований, поскольку касается экологической оценки последствий применяемых химических средств борьбы с вредителями для полезных животных, в частности редких и исчезающих видов. Нам представляется возможным сделать следующие заключения:

1. Применяемые пестициды являются фактором естественного отбора для животных.

2. Отбор идет путем образования устойчивых к пестицидам форм.

3. Интенсивность возникновения резистентных форм в популяциях зависит от ряда причин: а) чувствительности к пестицидам (у более чувствительных к химическим препаратам популяций быстрее возникают устойчивые формы); б) репродуктивной способности (чем больше генераций имеет популяция в течение года, тем быстрее возникают устойчивые формы); в) количества особей (в популяциях, состоящих из большого числа особей, будет больше экземпляров с индивидуальной устойчивостью, которые образуют резистентные формы).

4. Изучение экологических последствий загрязнения естественной среды пестицидами и влияние этих препаратов на ход эволюционных процессов очень важно, особенно в наше время, когда многие синтезированные химические вещества стали постоянными компонентами биосферы.

Ван-Тиль Н. Защита растений и окружающая среда.— В кн.: Докл. на пленар. заседаниях VIII Междунар. конгр. по защите растений. М., 1975, Т. 1, с. 91.

Голованова Э. Н. О влиянии зооцида глифтора на птиц и вызываемых им явлениях вторичного отравления.— Бюл. ВНИИ защиты растений, 1970, вып. 2, с. 38—43.

Дербенева-Ухова В. П., Морозова В. Г., Малхазов Л. И., Быков В. И. и др. Результат применения препаратов ДДТ против комнатной мухи (Musca domestica L.) в условиях южного города.— В кн.: Медицинская паразитология, 1952, **1**, с. 3—11.

Джонсон Х. Е. Влияние загрязнения на виды и популяции рыб и птиц.— В кн.: Всесторонний анализ окружающей природной среды: (Тр. Сов.-амер. симпоз., Тбилиси, 25—29 марта 1974 г.). Л. 1975, с. 166.

Зеликман А. Л. Естественный отбор — определяющая сила органической эволюции.— В кн.: З. И. Берман, К. М. Завадский, А. Л. Зеликман и др. Современные проблемы эволюционной теории. Л.: Наука, 1967, 489 с.

Каменев Д. А. Анализ действия некоторых пестицидов на модельные группы домовых и желтогорлых мышей.— Бюл. Моск. о-ва испытателей природы, 1980, **85**, вып. 6, с. 24—29.

Левин В. Г., Давыдова П. С. Привыкание обыкновенной полевки к ротиндану.— Зап. Ленингр. с.-х. ин-та, 1973, **212**, с. 89—90.

Новожилов К. В. Основные аспекты рационального использования пестицидов в сельском хозяйстве.— В кн.: Докл. на пленар. заседаниях VIII междунар. конгр. по защите растений. М., 1975, Т. 1, с. 84—85.

Попов В. А. Антропогенные факторы эволюции млекопитающих.— Бюл. Моск. о-ва испытателей природы. Отделение биологии, 1971, 2, с. 16.

Рашев З., Михайлов Г. Пестициди, природа, човек.— София: Наука и изкуство, 1972.— 62 с.

Риклефс Р. Основы общей экологии.— М.: Мир, 1979.— 385 с.

Федоренко А. П. Защитные реакции теплокровных животных на пестициды.— В кн.: Докл. на секциях VIII междунар. конгр. по защите растений. М., 1975, Т. 2, с. 185—186.

Шварц С. С. Эволюционная экология животных.— Свердловск: Изд-во УФ АН СССР, 1969, с. 24.

Boyd C. E., Ferguson D. E. Susceptibility and resistance of mosquito fish to several insecticides.— J. Econ. Entomol., 1964, **57**, N 4, p. 430—431.

Brooks J. R., Biwerman A. An analysis of the susceptibilities of several populations of Rattus norvegicus to warfarin.— J. Hyg., 1974, **73**, p. 3.

Dahlgren R. B., Linder R. L. Effects of dieldrin in penned pheasants through the third generation.— J. Wildlife Manag., 1974, **38**, N 2, p. 320—330.

Ferguson D. E. In less then 20 years Missisippi delta wildlife developing resistance to pesticides.— Agric. Chemicals, 1963, **18**, N 9, p. 32—34.

Gill J. A., Verst B. J. Tolerances of two populations of ringnecked pheasants to DDT.— J. Wildlife Manag., 1970, **34**, N 3, p. 630—636.

Jackson W. B., Kaukeinen D. Resistance of wild Norway rats in North Carolina to warfarin rodenticide.— Science, 1972, **176**, N 4041, p. 1343—1344.

Lilly J. H. The effects of arsenical grasshopper poisons upon pheasants.— Econ. Entomol., 1940, **33**, p. 501—505.

Ozburn G. W., Morrison F. O. Development of a DDT-tolerant strain of laboratory mice.— Nature, 1962, **196**, N 4858, p. 3.

Ratcliffe D. The peregrine situation in Great Britain, 1963—1964.— Bird study, 1965, **12**, N 2, p. 23.

Renapurkar D. M. and oth. Tolerance in Bandicota bengalensis to warfarin.— Pesticides, 1973, **7**, p. 9.

Webb R. E., Horsfall F. J. Endrin resistance in the pine mouse.— Science, 1967, **156**, N 3783, p. 42—47.

Институт зоологии им. И. И. Шмальгаузена
АН УССР